**昆虫学报** *Acta Entomologica Sinica*，November 2007，50(11)：1162－1172 ISSN 0454-6296

# 苯并噁嗪类化合物研究进展

**蒋金炜**[1]**，黄翠虹**[2]**，闫凤鸣**[1,*]

(1. 河南农业大学植物保护学院，郑州 450002；2. 广东顺德职业技术学院医学系，广东佛山 528333)

**摘要：以丁布(2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one,DIMBOA)为代表的苯并噁嗪类化合物是广泛存在于禾本科作物中的次生物质，对植物病虫害具有广谱抗性，上世纪中叶开始即引起人们重视并开始了一系列研究。近年来，随着分子生物学技术的应用和诱导抗性理论的发展，对这类物质的功能有了进一步的认识。该文综述这类化学物质的最新研究进展。苯并噁嗪类化合物是从色氨酸合成途径分支出来的一类次生代谢物，其含量是随着植物组织和年龄而变化的；植食性昆虫的取食和病菌的感染能够引起苯并噁嗪类化合物含量的变化以及苯并噁嗪糖苷的水解。基于其独特的分子结构，苯并噁嗪类化合物具有多种生物活性作用，包括抗虫性、对植物的毒性、抗病性、化感作用等。**

**关键词：苯并噁嗪；丁布；植物诱导抗性；植物毒性；化感作用**

**中图分类号：**Q965 **文献标识码：**A **文章编号：**0454-6296(2007)11-1162-11

# Research advances in benzoxazinoids

JIANG Jin-Wei[1], HUANG Cui-Hong[2], YAN Feng-Ming[1,*] (1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. Department of Medical Sciences, Shunde College of Professional Technology, Foshan, Guangdong 528333, China)

**Abstract:** Benzoxazinoids which exist in most Gramineae plants, with 2, 4-dihydroxy-7-methoxy-1, 4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) as the representative, show broad-spectrum of biological activities. Researches on benzoxazinoids were initialized in 1950－1960 's. Recently their biological functions have been much further elucidated due to application of molecular biology technique and the theoretical development of plant induced resistance. The present paper reviews the most recent advances in researches on benzoxazinoids. Benzoxazinoids are secondary metabolites branching out from the tryptophan synthesis pathway. The concentrations of benzoxazinoids vary with plant tissues and ages; and benzoxazinoid accumulation and hydrolyzation of benzoxazinoid glucosides can be induced by feeding of herbivores and infection of pathogens. Benzoxazinoids have many bioactivities, such as pest resistance, phytopoison, pathogen resistance, allopathic effects, *etc*.

**Key words:** Benzoxazinoids; DIMBOA; plant induced resistance; phytopoison; allelopathy

**苯并噁嗪类物质(benzoxazinoid，Bx)是一类广泛存在于禾本科植物中的次生代谢物，具有广谱抗病抗虫性，能作用于多种农作物病虫害，也是农作物育种的一个抗性指标(**Klun *et al*., 1970; Niemeyer, 1988**)。这类化学物质以丁布为代表，是进行昆虫与植物相互关系研究的重要化合物。从上世纪**60**年代开始，人们就对这一类化合物的性质、结构以及抗虫性等多方面展开了研究(如** Tipton *et al*., 1967; Klun *et al*., 1967, 1970; Woodward *et al*., 1978a, 1978b; Campos *et al*., 1988, 1989; Niemeyer *et al*., 1988, 1989, 1997)。**近年来，随着分子生物学技术的不断应用，人们对这类物质的化学特性、生物合成途径、诱导变化规律，抗病、抗虫特性和植物化感方面的生态功能等进行了一系列研究，发现了不少新的规律和潜在的应用前景(** Friebe *et al*., 1997; Frey *et al*., 1997, 2000, 2004; Castanera *et al*., 1998;

---

**基金项目：国家自然科学基金项目(**30571219**)；教育部归国留学人员启动基金资助**

**作者简介：蒋金炜，男，**1956**年生，副教授，研究方向为昆虫生态学和害虫综合治理**

* **通讯作者** Author for correspondence, E-mail: fmyan@pku.edu.cn

**收稿日期** Received: 2007-06-05; **接受日期** Accepted: 2007-10-08

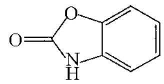
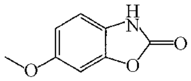
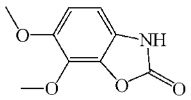
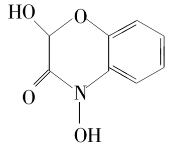
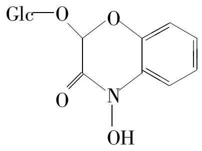
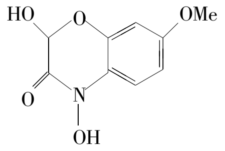
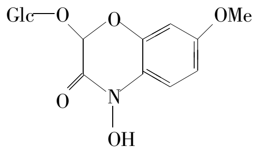
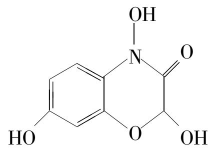
Escober *et al*.，1999 刘小红等，2004；Huang *et al*.，2006）。

## 1　Bx 的结构与合成途径

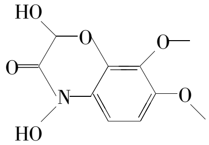
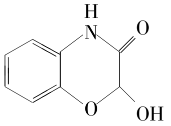
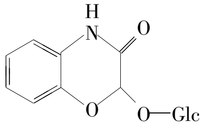
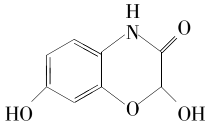
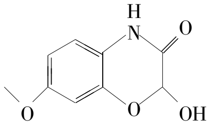
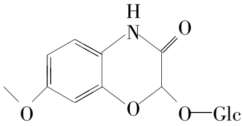
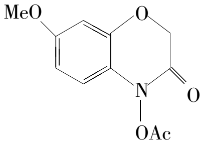
Bx 包含了一系列的衍生物（Hofman and Hofmanová，1969；Woodward *et al*.，1979），具体名称和结构式见表 1。其中，HBOA 是 DIBOA 的降解产物，AMBOA 被认为是 HMBOA 的降解产物（Hashimoto and Shudo，1996）。另外，在 4 位碳原子上含有羟基的一大类 Bx 又被称为氧肟酸（hydroxamic acids），其中 DIMBOA 是研究得最为深入的一种成分。

表 1　苯并噁嗪类物质的名称及结构

Table 1　Structures and names of benzoxazinoids

| 缩写<br>Abbreviation | 化学名称<br>Chemical name | 分子量<br>Molecular weight | 分子结构<br>Molecular structure | 来源<br>Source |
|---|---|---|---|---|
| BOA | benzoxazolinone | 135 |  | 降解产物<br>Degraded products |
| MBOA | 6-methoxybenzoxazolinone | 165 |  | 玉米<br>Maize |
| $M_2$BOA | 6,7-dimethoxybenzoxazolinone | 195 |  | 玉米<br>Maize |
| DIBOA | 2,4-dihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 181 |  | 黑麦、小麦、玉米<br>Rye,wheat,maize |
| DIBOA-Glc | 2-(2,4-dihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one)-β-D-glucopyranoside | 343 |  | 玉米、黑麦<br>Rye，maize |
| DIMBOA | 2,4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 211 |  | 玉米、小麦、黑麦、薏苡<br>Maize,wheat,rye,Job's tears |
| DIMBOA-Glc | 2-(2,4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one)-β-D-glucopyranoside | 373 |  | 玉米、小麦、黑麦、薏苡<br>Maize,wheat,rye,Job's tears |
| TRIBOA | 2,4,7-trihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 197 |  | 玉米<br>Maize |

续表 1 Table 1 continued

| 缩写<br>Abbreviation | 化学名称<br>Chemical name | 分子量<br>Molecular weight | 分子结构<br>Molecular structure | 来源<br>Source |
|---|---|---|---|---|
| $DIM_2BOA$ | 2,4-dihydroxy-7,8-dimethoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 241 |  | 玉米<br>Maize |
| HBOA | 2-hydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 165 |  | 黑麦、玉米<br>Rye, maize |
| HBOA-Glc | 2-(2-hydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one)-β-D-glucopyranoside | 326 |  | 玉米<br>Maize |
| 7-OH HBOA | 2,7-dihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 181 |  | 玉米<br>Maize |
| HMBOA | 2-hydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 195 |  | 玉米、小麦、黑麦、薏苡<br>Maize, wheat, rye, Job's tears |
| HMBOA-Glc | 2-(2-hydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one)-β-D-glucopyranoside | 357 |  | 玉米<br>Maize |
| AMBOA | 4-acetoxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one | 220 |  | 降解产物<br>Degraded products |

虽然大部分禾本科植物中都含有 Bx，但是不同种类中含有 Bx 的具体种类和含量却有很大差别。Bx 在植物中只以糖苷形式存在，DIMBOA-Glc 是玉米、小麦和薏苡中 Bx 的主要成分，DIBOA-Glc 在小麦和玉米中含量很低，却是黑麦中的主要成分；HMBOA 在玉米和薏苡中含量比较高，在小麦和黑麦中只以微量存在；HBOA 在黑麦和玉米中少量存在；从 Bx 的总量来看，玉米和薏苡中的含量高于其他种类（Hofman and Hofmanová，1969；Copaja *et al*.，2006）。人工培植的大麦中不含 Bx，一些野生禾本科麦属植物却都含有 DIBOA，野生麦属可成为 Bx 的基因来源，通过与人工培养种的杂交来改善抗性，也从一个侧面反映出单纯追求产量的人工选育对抗性基因的侵蚀（Gianoli and Niemeyer，1998）。此外，在少数双子叶植物中也发现了 Bx，爵床科（Acanthaceae）的 7 个种都含有 DIBOA，其中 2 种十字爵床属植物 *Crossandra* spp. 含有 7-羟基 DIBOA（TRIBOA），2 种单药花属植物 *Aphelandra* spp. 含有 DIMBOA（Pratt *et al*.，1995）。

Bx 是从植物基本代谢的色氨酸合成途径中分支出来的，合成 Bx 的关键酶和基因已经被成功鉴定和定位（图 1）。在玉米中分离鉴定了 DIBOA 合成所必需的 5 个基因 Bx1 ~ Bx5，这 5 个基因集中在 4 号染色体上，其中 Bx1 基因编码的酶与色氨酸合成酶

α 同源，催化甘油三磷酸成为吲哚来进一步合成此类次生代谢物，Bx2 ~ Bx5 编码细胞色素 P450 依赖的单加氧酶，催化 4 个连续的羟基化过程和 1 个环扩大反应，形成高度氧化的 DIBOA（Frey *et al*.，1997），Bx6 基因（也位于 4 号染色体上）编码的 2-酮戊二酸依赖型加双氧酶（2-oxoglutarate-dependent dioxygenase）催化 DIBOA 加羟基合成 TRIBOA，TRIBOA 经 Bx7 基因编码的酶加上甲基成为 DIMBOA，Bx7 编码的酶尚未被鉴定（Frey *et al*.，2003）。Bx 合成之后由苯并噁嗪 β 葡萄糖苷转移酶作用变成糖苷形式（Ebisui *et al*.，2001）。在小麦中，4 号染色体和染色体 5B 含有 Bx 积累相关基因（Niemeyer and Jerez，1997）。

在玉米和小麦中，DIMBOA 主要以糖苷形式存在，DIMBOA 和其水解酶都存在于叶肉薄壁细胞的原生质中，其中 DIMBOA 糖苷在液泡外的原生质里，而降解酶则在液泡里，当组织被破坏的时候 β 葡萄糖苷酶释放出 DIMBOA（Massardo *et al*.，1994）。

## 2　Bx 在植物体内的积累及动态变化

### 2.1　Bx 在植物体内的积累

在植物中 Bx 的含量并不是恒定的，它是随着植物的生长发育阶段的不同以及部位的不同发生变化的。种子中一般不含有 Bx，发芽之后 Bx 的含量开始上升，到发芽后的几天便达到最大值，然后下降（Morse *et al*.，1991；Rustamani *et al*.，1996；Copaja *et al*.，1999；Cambier *et al*.，2000）。在萌发过程中整株植物中 DIBOA 最大浓度的来临先于 DIMBOA，到了后期 2 种物质的浓度都下降，但这些化合物的绝对数量是稳定的，意味着存在生长稀释现象（Copaja *et al*.，1999）。Bx 在玉米的根部含量相对稳定，不随植株的年龄而变化（Cambier *et al*.，2000）。Bx 存在于整个植株中，但不同部位 Bx 含量并不一致，玉米和小麦的木质部及叶尖吐水露水（guttation drop）中无 Bx；Bx 的浓度在茎中比叶片中的高，幼嫩的叶片中含量比老叶片高，叶片的尖端比基部高，在导管束中的浓度比叶脉高（Niemeyer，1988）。小麦叶片中积累高浓度的 DIMBOA 和低浓度的 DIBOA，而根的 DIMBOA 浓度比叶更高（Copaja *et al*.，1999）；在小麦的旗叶中 DIMBOA 含量很低，穗中更低，接近检测下限（Nicol and Wratten，1997）。Bx 的含量变化还与植物组织的年龄有关。Bx 的含量随着植物生长而迅速下降，每片叶子在一开始的时候 Bx 浓度达到最大值，随着叶片的展开和年龄增加而迅速下降，这种效应在被分离下来的叶片中没有那么明显，植物激素 ABA 能够加快游离叶片中 Bx 的下降速度（Morse *et al*.，1991）。

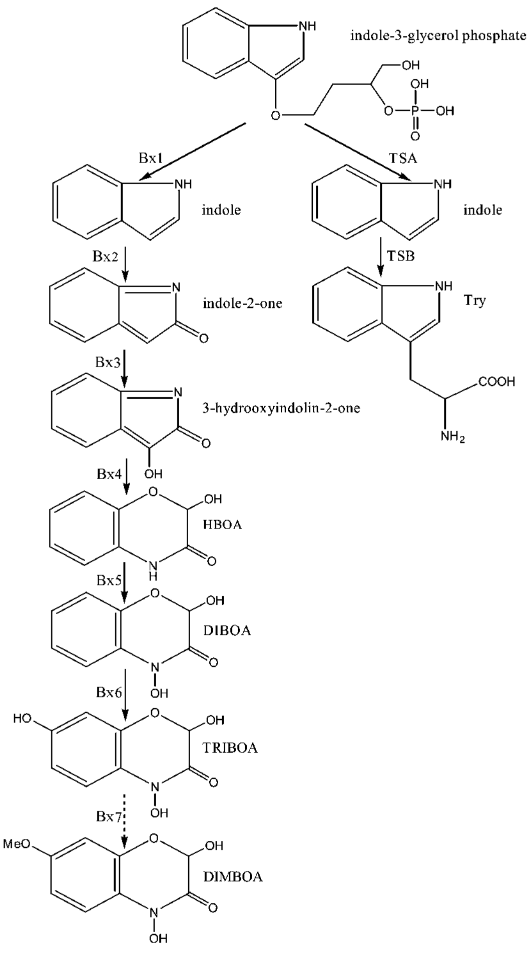


图 1　环氧肟酸合成图（参考 Frey *et al*.，1997，2003）

Fig. 1　Chemical synthesis of cyclic hydroxamic acids (Modified from Frey *et al*.，1997，2003)

在不同的光温组合下培养小麦，温度对 Bx 的积累有显著影响，更高的温度导致 Bx 水平升高（Gianoli and Niemeyer，1997c），而在玉米中则不明显（Niemeyer，1988）。

### 2.2　Bx 含量的诱导变化

作为一种防御性的次生代谢物，Bx 在植物受到害虫为害和病菌感染的时候，含量常常会发生变化。用 3 种致病菌感染小麦，小麦枯叶病菌 *Septoria tritici* Rob. 能引起 DIMBOA 糖苷水解；大麦网斑内脐蠕孢菌 *Drechslera teres* Shoem. 引起轻微的 DIMBOA 糖苷含量下降；小麦叶锈菌 *Puccinia recondite* Rob. ex Desm. 感染后植株中 Bx 无明显变化（Weibull and Niemeyer，1995）。机械损伤在叶片中也能够引起

DIMBOA 含量的增加，损伤 2 天之后大概增加 18%，在游离的叶片中可以诱导增加 20% ~ 40%（Morse *et al*.，1991）。

Bx 在植物中的诱导积累受到多种因素影响。首先是昆虫取食量的大小，昆虫的取食对植物中 Bx 的诱导普遍存在一个阈值，也就是说昆虫对植物的损害达到一定程度后，植物才调动 Bx 去防御，这样可以减轻代谢上的负担。小麦感染 25 头以上麦蚜才能引起 DIMBOA 的上升，少于 25 头则不能，诱导时间要大于 24 h 才能引发 DIMBOA 上升（Gianoli and Niemeyer，1997b）；1 龄欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 为害 60 h 后，玉米中的 Bx 开始增加，当幼虫转入茎杆时可引起茎杆 DIMBOA 浓度的明显增加（Gutierrez *et al*.，1988）。对于 Bx 的增加是从新开始合成的增加还是从其他部位转运、转化导致的增加有一定的争议。用蚜虫在野生小麦上诱导 Bx，并进行全株分析，试验结果表明 Bx 的诱导很可能不是通过加强被蚜虫感染的部位的 Bx 的合成来实现的，而是通过现有 Bx 在植株内重新分布来实现的，在野生小麦中叶子增加的 Bx 很可能是由茎秆通过韧皮部运输过来的，蚜虫的感染并不影响植株的干重，表明这种 Bx 的位置转移可以减少植物防御的代价（Gianoli and Niemeyer，1997a）。亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 的取食能够在玉米中诱导 Bx 的局部含量变化，这种变化很可能是通过 Bx 同系物之间的转化实现的（Huang *et al*.，2006）。另外，Bx 的诱导还受植物基因型的影响。用蚜虫在不同小麦品系中诱导，然后测定 DIMBOA 含量，发现不同小麦品系 DIMBOA 含量不同，诱导的量也不同；同一植株同一片叶子上不同部位，诱导量也不同（Niemeyer *et al*.，1989）。而同种蚜虫的基因型差别对 Bx 的诱导没有显著影响（Gianoli *et al*.，1997b）。此外，环境因素也能影响 Bx 在诱导过程中的积累。Gianoli 和 Niemeyer（1996）研究了温度和光周期对 Bx 诱导积累的影响，发现在禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* L. 危害燕麦时，Bx 在较低温度时的积累比在较高温度时明显，生长率和诱导系数呈负相关，如果把生长率的因素扣除，则不同温度之间 Bx 诱导差别不显著，环境因素对 Bx 诱导的影响很可能是通过生长率来介导的，而光周期对 Bx 的诱导不明显。

在玉米的叶片中，外源茉莉酸（jasmonic acid，JA）能够诱导游离玉米叶片糖苷 HMBOA-Glc 的积累，而且这种积累是伴随着 DIMBOA-Glc 水平的下降，加入标记的甲硫氨酸发现标记很快就转移到 HMBOA 中，JA 可能在这个过程中起到信号转导的作用（Oikawa *et al*.，2001）。催化 DIMBOA-Glc 到 HDMBOA-Glc 的 DIMBOA-Glc 4-O-甲基转移酶在 JA 处理过的小麦叶片中被提纯和鉴定，该酶能够与 DIMBOA-Glc 特异结合，把 S 腺苷甲硫氨酸的甲基转移到 4 位的氧原子上（Oikawa *et al*.，2002）

## 3 Bx 的生物活性和生态功能

Bx 是禾本科植物中的重要次生代谢产物，由于其分子结构的特点，能够和多种酶相互作用，影响动植物甚至真菌的代谢过程，涉及抗病、抗虫、化感、营养等多种活性功能。

### 3.1 Bx 的抗虫活性

Bx 最初引起人们关注就是因为它在众多农作物中表现出对害虫的广谱抗性。Bx 能作用于多种农业害虫，是农作物育种的一个抗性指标。其中研究最多的是 Bx 对蚜虫和鳞翅目幼虫的抗性。

蚜虫的相对生长率在 Bx 含量高的小麦上显著降低（Fuentes-Contreras and Niemeyer，1998）；几种野生禾本科麦属植物含有 DIBOA，而且其含量和麦双尾蚜 *Diuraphis noxia* Mordvilko 种群数量成反比，与麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* Rondani 的生育力成反比（Gianoli and Niemeyer，1998）。用含有 HDMBOA-Glc 和 DIMBOA-Glc 的人工饲料饲喂麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* Walker，发现 HDMBOA-Glc 和 DIMBOA-Glc 都能降低成虫的成活率，而且 HDMBOA 作用更强一些；DIMBOA-Glc 能显著降低麦无网长管蚜后代的存活率，HDMBOA-Glc 则不能（Cambier *et al*.，2001）。

用刺吸电位技术（electrical penetration graph，EPG）监测蚜虫在含不同 Bx 浓度小麦品系上的取食行为，结果显示在 Bx 浓度越高的小麦品系上，蚜虫口针到达韧皮部的比率越低；Bx 浓度越高，口针到达韧皮部所需要的时间就越长；Bx 浓度越高，蚜虫的相对生长率有降低的倾向，但不明显（Givovich and Niemeye，1996）。几乎所有玉米株系都对蚜虫表现出抗性，蚜虫数量在 DIMBOA 浓度较高的生长初期下降，在 DIMBOA 浓度较低的成熟期和衰老期存活率上升，其中在几乎不含有 DIMBOA 的雄花为害最严重（Rustamani *et al*.，1996）。

许多研究表明，Bx 对蚜虫的抗性机理在于其拒食作用和影响蚜虫体内的酶活性。麦长管蚜 *Sitobion avenae* Fabricius 分别在含有 DIMBOA 的人工

饲料、不含 DIMBOA 的燕麦上饲养，然后对蚜虫 4 个亚细胞器官的标志性酶作了检测，发现过氧化氢酶（catalase）和细胞色素 C 氧化酶（cytochrome C oxidase）活性增加 2 倍（Figueroa *et al*.，1999）；在不含 Bx 的燕麦、高 Bx 含量小麦和低 Bx 含量的小麦品系上饲养蚜虫，含 Bx 的小麦上饲养的蚜虫大部分酶活性比不含 Bx 的燕麦饲养的蚜虫要高（详见表 1），而且低 Bx 含量小麦上的麦长管蚜酶活性比高含量 Bx 还高，这可能是由于高 Bx 含量的小麦有拒食作用，减少了蚜虫的 Bx 摄入量，高 Bx 品系上的蚜虫体型比低含量的要小（Loayza-Muro *et al*.，2000）。高浓度的 DIMBOA 能够抗禾谷缢管蚜，它能够和乙酰胆碱酯酶的丝氨酸和半胱氨酸作用，从而使酶失活，但由于所需浓度较高，DIMBOA 是否通过使该酶失活来抵抗禾谷缢管蚜还有疑问（Cuevas and Niemeyer，1993）。DIMBOA 能使禾谷缢管蚜的解毒酶活力下降，可能是 DIMBOA 与酶活性中心结合有关（Mukanganyama *et al*.，2003）。

据测定，DIMBOA 在 0.01% 浓度时就显示出对禾谷缢管蚜的毒性，大概是禾草碱毒性的 1/10，比抗蚜虫物质顺乌头酸毒性稍强（Rustamani *et al*.，1996）。Escobar 等（1999）从化学结构的角度，对 Bx 及其衍生物和降解产物用麦长管蚜进行了生物测定，其中部分化合物的拒食系数和死亡率如下：拒食系数 DIMBOA > MBOA > TRIBOA > HBOA > DIBOA > BOA > HMBOA；死亡率 DIMBOA > DIBOA > HBOA > HMBOA > TRIBOA > BOA > MBOA。

除了直接的毒性和拒食作用外，Bx 还可以从三级营养关系的角度上降低蚜虫的数量。在 Bx 高含量的小麦上取食的蚜虫被雌性寄生蜂产卵器插入体内（stabbing）的几率显著升高，可能的原因是体型较大的蚜虫可以用后足把靠近的寄生蜂踢开，而高 Bx 的含量显著降低了蚜虫的相对生长率，使体型小的蚜虫比例增加，因此被寄生的比率也随之增加（Fuentes-Contreras and Niemeyer，1998）。

Bx 对鳞翅目幼虫也表现出很强的抗性。Klun 等（1970）指出，玉米中 DIMBOA 的浓度和玉米叶片对欧洲玉米螟的抗性成正比。在饲喂毒性测试试验中，Bx 也对多种鳞翅目害虫显示出毒性，普遍表现在发育时间延长、体重下降等方面。玉米叶片的水溶性提取物添加到人工饲料里，可以降低欧洲玉米螟幼虫和蛹的重量，延长其发育时间，降低成虫的成活率（Binder *et al*.，1999）。随着 DIMBOA 在饲料中的浓度增加，欧洲玉米螟的化蛹和成虫羽化的平均时间显著延长，蛹和成虫的重量下降；还可引起雌虫产卵数目下降；在较高浓度时幼虫和蛹的死亡率显著上升（Campos *et al*.，1989）。用非选择性人工饲料饲喂亚洲玉米螟，幼虫体重增加减少，发育减慢，成功进入蛹期的比率低，性比上升；在叶碟双向选择实验中，拒食系数随着 DIMBOA 的浓度增加而增加，表现出明显的拒食效应，但是亚洲玉米螟在大田玉米不同位置中的蛀孔数目和 DIMBOA 的浓度呈现正相关，可能是在玉米植株中的取食刺激因素超过了 DIMBOA 的拒食效应（Yan *et al*.，1999）。DIMBOA 的短期喂饲实验对西非蛀茎夜蛾 *Sesamia nonagrioides* Lef. 没有明显影响，但长期喂饲西非蛀茎夜蛾，其相对生长率显著下降，需要更长时间来完成龄期（Ortego *et al*.，1998）。玉米叶片中的 DIBMOA 含量也影响其产卵行为与产卵量（Konstantopoulou *et al*.，2004）。

DIMBOA 的降解产物 MBOA 对欧洲玉米螟也有类似的作用。饲料中 MBOA 浓度增加时欧洲玉米螟化蛹和成虫出现的平均时间显著延长，浓度大于或等于 0.5 mg/g 时引起成虫性比（雌虫/全部）下降和产卵能力下降，因此，MBOA 的毒性作用大于拒食作用（Campos *et al*.，1988）。

Bx 对鳞翅目幼虫的影响也表现在幼虫体内酶系的活性变化。对粉茎螟的短期喂饲实验中，只有酯酶类活性在 DIMBOA 最高剂量下显著升高，在长期喂饲实验中酯酶被抑制，多底物单加氧酶（polysubstrate monooxygenases）被激活，谷胱甘肽 S-转移酶和消化功能相关的蛋白酶类则无影响。体外实验中，蛋白水解酶活性（exoproteolytic activities，包括亮氨酸氨肽酶、羧肽酶 A 类和羧肽酶 B 类）被抑制，而丝氨酸蛋白酶（serine proteinase，包括胰蛋白酶类、胰凝乳蛋白酶类和弹性蛋白酶类）活性则不受影响，哺乳动物的羧肽酶 A、羧肽酶 B 被 DIMBOA 抑制，而胰凝乳蛋白酶、弹性蛋白酶和亮氨酸氨肽酶则不受影响（Ortego *et al*.，1998）。用浸有 DIMBOA 的白菜叶片饲喂亚洲玉米螟幼虫，细胞色素 P450 单加氧酶（cytochrome P450 monooxygenase）和谷胱甘肽 S-转移酶这 2 种重要解毒酶类活性升高，乙酰胆碱酯酶（AChE）、酯酶（esterase）、淀粉酶（amylase）和脂肪酶（lipase）在昆虫的不同部位和不同的时间段也出现了变化（Yan *et al*.，1995）（详见表 2）。

Bx 对酶的活性影响很可能与酶的亲核反应中心与 Bx 结合有关（Ortego *et al*.，1998），乙酰胆碱酯酶的变化可能影响昆虫的神经传导，消化酶类（脂肪

酶、淀粉酶等)活力的降低会影响昆虫对营养的吸收,从而对发育时间和重量等造成影响。

此外,Bx 对昆虫生长发育的影响还包括了拒食作用和致突变作用。DIMBOA 可能降低叶片组织对昆虫的可口性。DIMBOA 在粘虫 *Leucania separata* Walker 中能够抑制蔗糖溶液引起的神经冲动发放，

**表 2　饲喂实验中 DIMBOA 对昆虫体内酶系的影响**

**Table 2　Effects of DIMBOA on enzymes of insects in feeding bioassays**

| | 名称<br>Name | 功能<br>Function | 检测部位/细胞器<br>Organ<br>(organelle) | 活性反应<br>Reaction of activity | 文献来源<br>Reference |
|---|---|---|---|---|---|
| 麦长管蚜<br>*Sitobion avenae* | 过氧化氢酶<br>Catalase | 解毒<br>Detoxification | 过氧化物酶体<br>Peroxide proenzyme | 升高 Rise | Figueroa *et al*.，1999 |
| | 细胞色素 C 氧化酶<br>Cytochrome C oxidase | 能量代谢<br>Metabolize | 线粒体<br>Mitochondria | 升高 Rise | |
| | N-乙酰-β-氨基葡萄糖苷酶<br>Na β gase | 水解<br>Hydrolyze | 溶酶体<br>Lysosome | 无显著差异<br>No change | |
| | NADPH 细胞色素 C 还原酶<br>NADPH cytochrome C reductase | 能量代谢<br>Metabolize | 微粒体<br>Microsomes | 无显著差异<br>No change | |
| | 细胞色素 P450 单加氧酶<br>Cytochrome P450 monooxygenases | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 升高 Rise | Loayza-Muro *et al*.，2000 |
| | NADPH 细胞色素 C 还原酶<br>NADPH cytochrome C reductase | 能量代谢<br>Metabolize | 整个虫体<br>Entire body | 升高 Rise | |
| | 谷胱甘肽 S-转移酶<br>Glutathione S-transferase | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 升高 Rise | |
| | 酯酶<br>Esterase | 消化<br>Digest | 整个虫体<br>Entire body | 升高 Rise | |
| | 过氧化氢酶<br>Catalase | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 无显著差异<br>No change | |
| 禾谷缢管蚜<br>*Rhopalosiphum padi* | 乙酰胆碱酯酶<br>AChE | 神经冲动传导<br>Nerve conduct | 整个虫体<br>Entire body | 失活<br>Inactivation | Cuevas and Niemeyer，1993 |
| | 酯酶<br>Esterase | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 降低<br>Fall | Mukanganyama *et al*.，2003 |
| | 谷胱甘肽 S-转移酶<br>Glutathione S-transferase | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 降低<br>Fall | |
| 西非蛀茎夜蛾<br>*Sesamia nonagrioides* | 酯酶<br>Esterase | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 抑制<br>Inhibited | Ortego *et al*.,1998 |
| | 多聚底物单加氧酶<br>Polysubstrate monooxygenases | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 激活<br>Activation | |
| | 谷胱甘肽 S-转移酶<br>Glutathione S-transferase | 解毒<br>Detoxification | 整个虫体<br>Entire body | 无显著差异<br>No change | |
| | 消化的蛋白酶<br>Proteinase | 消化<br>Digest | 整个虫体<br>Entire body | 无显著差异<br>No change | |
| 亚洲玉米螟<br>*Ostrinia furnacalis* | 乙酰胆碱酯酶<br>AChE | 神经冲动传导<br>Nerve conduct | 头部<br>Head | 24 h 后降低 Fall after 24 h；<br>96 h 后升高 Rise after 96 h | |
| | 酯酶<br>Esterase | 解毒<br>Detoxification | 胸部和腹部<br>Thorax and abdomen | 升高<br>Rise | |
| | 酯酶<br>Esterase | 解毒<br>Detoxification | 中肠<br>Midgut | 降低<br>Fall | |
| | 细胞色素 P450 单加氧酶<br>Cytochrome P450 monooxygenase | 解毒<br>Detoxification | 身体和肠段<br>Body and intestres | 升高<br>Rise | |
| | 谷胱甘肽 S-转移酶<br>Glutathione S-transferase | 解毒<br>Detoxification | 中肠<br>Midgut | 升高<br>Rise | 阎凤鸣等，1995 |
| | 淀粉酶<br>Amylase | 消化<br>Digest | 中肠<br>Midgut | 24 h 后抑制<br>Inhibited after 24 h | |
| | 脂肪酶<br>Lipase | 消化<br>Digest | 中肠<br>Midgut | 随时间变化<br>Change with time | |

使电信号的振幅明显下降（阳冬梅等，1997）。同时Bx环状结构上7位的甲基和2位的羟基可以增强致突变性（Hashimoto and Shudo，1996），饲喂蘸有DIMBOA的白菜叶片能够引起亚洲玉米螟中肠细胞的不规则增生和病变（阎凤鸣等，1995）。DIMBOA在动物体中可能同时影响氧化磷酸化和电子传递过程（Massardo *et al*.，1994）。

经过与植物之间长期的协同进化，昆虫对Bx的毒性也有一系列的适应策略，如DIMBOA能迅速被幼虫的角质层所吸收，随后迅速被排出体外（4 h排出65%，48 h排出88%），DIMBOA和MBOA还能通过脱蛹壳排出（Campos *et al*.，1988，1989），DIMBOA能和酶结合使其活性下降，影响营养吸收，欧洲玉米螟幼虫需要吃更多食物来弥补（Campos *et al*.，1988）。

### 3.2　Bx对植物的毒性

对植物来说，Bx是一把双刃剑，它能够帮助植物抵御病虫害，同时对植物本身也是有毒性的，植物把Bx糖苷和Bx糖苷水解酶分别储存于细胞的不同部位就是为了避免对自身的毒害。

Bx对植物内部许多重要的生理过程有抑制作用。研究发现，在玉米线粒体中DIMBOA抑制电子从NADH到$O_2$的传递，从而降低玉米线粒体和叶绿体的电子传递，DIMBOA的糖苷形式则没有抑制作用；DIMBOA还能抑制菠菜线粒体的电子传递和磷酸化反应，影响ATP酶的光合磷酸化过程（Niemeyer，1988）。DIMBOA能够以离子键或共价键与细胞壁过氧化物酶结合，使NADH氧化速率大大增加，抑制燕麦胚芽鞘的生长（González and Rojas，1999）。玉米的胚芽鞘中含有能抑制NAA与生长素受体结合的物质，这类物质后来鉴定为MBOA和BOA，比DIBOA具有更高活性，这些Bx不但能抑制NAA与受体结合，还能抑制生长素诱导的胚芽鞘生长（Niemeyer，1988）。另外，DIMBOA和DIBOA能抑制燕麦*Avena sativa*和蚕豆*Vicia faba*根部质膜上的$H^+$-ATPase的活性，Bx的降解产物MBOA、BOA对PM $H^+$-ATPase也有一定的抑制作用，当$H^+$-ATPase被抑制的时候，将减少根的延长；DIBOA和BOA的化感作用与根的延长抑制过程紧密相关，DIBOA和BOA可抑制根的延长，这可能是Bx对其他植物化感作用的机制（Friebe *et al*.，1997）。

DIMBOA还能直接引起植物细胞的死亡。DIMBOA溶液处理胡萝卜切片及烟草叶柄切口，都能引起变黑和细胞坏死崩溃现象，而对照（只有剪刀的机械破坏）有愈伤趋势；DIMBOA溶液还能使玉米叶片的中肋切口变黑，引起预示细胞死亡的棕色物质在维管中沉积；引起玉米叶片上的机械刮痕产生黑色的坏死斑点（Sahi *et al*.，1995）。

### 3.3　Bx的抗真菌、病毒活性

Bx对一些农作物的致病菌和病毒也有一定抗性。玉米中Bx的含量与引起玉米大斑病（northern corn leaf blight）的真菌大斑突脐蠕孢菌*Helminthosporium turcicum* Pass.的感染率呈负相关，DIMBOA溶液可以抑制其孢子的产生，菌丝体在抗性株和敏感株的维管束结节部位生长不同，与DIMBOA在该部位浓度比较高有关（Niemeyer，1988）。DIMBOA能够抑制小麦赤霉病菌*Fusarium graminearum*和玉米小斑病菌*Bipolaris maydis*的孢子萌发，但不能抑制其菌丝的生长（刘小红等，2004）。茎锈病菌*Puccinia graninis*的寄生可引起植物细胞中的DIMBOA-Glc降解，产生的DIMBOA具有细胞毒性，使寄主细胞死亡，阻止菌丝寄生（Niemeyer，1988）。小麦的根部只含有DIMBOA，黑小麦和黑麦的根部同时含有DIMBOA和DIBOA；把黑小麦和黑麦的根部提取物加入培养基中可抑制引起小麦全蚀病（take-all）的真菌*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*（Ggt）的生长，加入小麦根部提取物则不能抑制Ggt的生长，单独加入DIBOA浓度达到0.5 mol/L就能抑制其生长，而DIMBOA则要加入1 mol/L才能抑制，被抑制的菌株放到不含Bx的培养基中能够恢复生长。根际提取物对真菌生长的抑制最主要是由于DIBOA的存在（Wilkes *et al*.，1999）。小麦体内DIMBOA含量与抗病性密切相关。在未感病情况下，相同遗传背景的小麦品种体内DIMBOA没有差异。接种条锈病菌后，感病系在病原菌侵染初期DIMBOA含量下降，而抗病系在病菌侵染初期DIMBOA含量迅速大幅度上升，感染条锈病最终导致感病植株DIMBOA含量比未接种的植株明显减少（徐国锋等，2006）。

Bx直接抗病毒的例子尚未见报道，但是Bx可以通过影响昆虫的行为来减少病毒的传播。DIMBOA可以通过阻碍禾谷缢管蚜的取食来减少大麦黄矮病毒的传染。EPG监测蚜虫取食行为显示，在高DIMBOA含量的叶片上，较少数量的蚜虫口针能到达韧皮部吸食，而且它们要花更多时间去找到韧皮部的导管。用携带有大麦黄矮病毒的蚜虫来感染不同DIMBOA水平的大麦品系，发现高含量的大麦品系感染大麦黄矮病毒的株数要少（Givovich and

Niemeyer，1991）。

有报道指出，Bx 的疏水性是抗藻类和真菌的毒性基础，Bx 的糖苷形式无毒，就是因为多了一个水溶性的糖基，用化学合成的方法合成一系列的疏水性增加的 Bx 同系物，在毒性试验中显示，随着疏水性增加，Bx 抗真菌 *C. xanthella* 的活性增强（Bravo and Waldo，1996）。

### 3.4 化感作用

很多植物的根部都能够分泌 Bx 到根际，使 Bx 具备化感化合物的条件。入侵型禾本科植物匍匐冰草 *Agropyron repens* 的根系分泌物里含有 Bx（DIMBOA，DIBOA，DIM$_2$BOA），相信和化感作用有关系（Friebe *et al*.，1995）。Wu 等（2000，2001，2002）在小麦根系分泌物中发现了 DIMBOA，并对 58 个小麦品系作了研究，发现有 11 个品系产生的 DIMBOA 能够从根部渗出到培养介质（琼脂）中，结果显示 DIMBOA 作为种间化学信息物质具有种属特异性，可能存在控制 DIMBOA 渗出过程的遗传因子，如黑麦草根的生长与小麦分泌的 Bx 水平呈负相关。据报道，多种植物受到 Bx 的毒性影响，如绒叶苘麻 *Abutilon theophrasti* 的发芽和苗的生长都受 DIBOA-Glc，DIBOA 和 BOA 的影响（Niemeyer，1988），DIBOA 还能够抑制莴苣 *Lactuca sativa* 和黑麦种子的发芽（Copaja *et al*.，2006）。在水芹属 *Lepidium sativum* 中，DIBOA 的中毒症状与光合作用抑制剂的除草剂相似，这与 Bx 能影响叶绿体能量代谢的报道相吻合（Niemeyer，1988）。一些动物也能对环境中的 DIMBOA 作出反应。山鼠以禾本科和茜草科植物为食，它们的繁殖与这些植物的营养生长相关，当这些植物开始生长时，向周围环境分泌 DIMBOA，DIMBOA 的降解产物 MBOA 能够刺激山鼠开始繁殖（Niemeyer，1988）。

### 3.5 其他

DIMBOA 和 DIMBOA-Glc 能与三价铁离子形成复合物，DIBOA 还能与多种二价离子形成复合物，这种复合物能够帮助植物吸收铁离子（Pethö，2002）。这类物质还可参与植物对除草剂和杀虫剂的解毒，Bx 中的 DIMBOA 用来催化的亲核性氧原子对除草剂中连接氯原子的碳原子进行攻击，形成中间体，随后被水解成羟基以降解毒性物质（Niemeyer，1988）。

## 4 结语

Bx 凭借其独特的结构和功能，在植物和昆虫，植物和植物，植物和微生物的相互作用中扮演重要角色（Wittstock and Gershenzon，2002）。多种重要的粮食作物都含有 Bx，在农业生态系统中 Bx 的作用尤其突出，进一步研究这类化合物并加以利用，必将提高农业病虫害的综合治理的水平。

## 参考文献（References）

Binder BF，Robbins JC，Wilson RL，Abel C，Hinz PN，1999. Effects of Peruvian maize extracts on growth，development，and fecundity of the European corn borer. *J. Chem. Ecol.*，25：1 281 – 1 294.

Bravo HR，Lazo W，1999. Antialgal and antifungal activity of natural hydroxamic acids and related compounds. *J. Agric. Food Chem.*，44（66）：1 569 – 1 571.

Cambier V，Hance T，Hoffmann E，2000. Variation of DIMBOA and related compound content in relation to the age and plant organ in maize. *Phytochemistry*，53：223 – 229.

Cambier V，Hance T，Hoffmann ED，2001. Effects of 1，4-benzoxazin-3-one derivatives from maize on survival and fecundity of *Metopolophium dirhodum*（Walker）on artificial diet. *J. Chem. Ecol.*，27（22）：359 – 370.

Campos F，Atkinson J，Arnason JT，Philogène BJR，Morand P，Werstiuk NH，Timmins G，1988. Toxicity and toxicokinetics of 6-methoxybenzoxazolinone（MBOA）in the European corn borer，*Ostrinia nubilalis*（Hübner）. *J. Chem. Ecol.*，14（3）：989 – 1 002.

Campos F，Atkinson J，Arnason JT，Philogène BJR，Morand P，Werstiuk NH，Timmins G，1989. Toxicokinetics of 2，4-dihydroxy-7-methoxy-1，4-benzoxazin-3-one（DIMBOA）in the European corn borer，*Ostrinia nubilalis*（Hübner）. *J. Chem. Ecol.*，15（7）：1 989 – 2 001.

Castanera P，Rui ZM，Ortego F，1998. Effect of DIMBOA on growth and digestive physiology of *Sesamia nonagrioides*（Lepidoptera：Noctuidae）larvae. *J. Insect Physiol.*，44（2）：95 – 101.

Copaja SV，Nicol D，Wratten SD，1999. Accumulation of hydroxamic acids during wheat germination. *Phytochemistry*，50（1）：17 – 24.

Copaja SV，Villarroel E，Bravo HR，Pizarro L，Argandoña VH，2006. Hydroxamic acids in *Secale cereale* L. and the relationship with their antifeedant and allepopathic properties. *Z. Naturforsch.*，61（9 – 10）：670 – 676.

Cuevas L，Niemeyer HM，1993. Effect of hydroxamic acids from cereals on aphid cholinesterases. *Phytochemistry*，34（44）：983 – 985.

Ebisui K，Ishihara A，Iwamura H，2001. Purification and characterization of UDP-glucose：cyclic hydroxamic acid β-glucosyltransferases from maize seedlings. *Plant Physiol. Biochem.*，39（1）：27 – 35.

Escobar CA，Sicker D，Niemeyer HM，1999. Evaluation of DIMBOA analogs as antifeedants and antibiotics towards the aphid *Sitobion avenae* in artificial diets. *J. Chem. Ecol.*，25（7）：1 543 - 1 554.

Figueroa CC，Koenig C，Araya C，Santos MJ，Niemeyer HM，1999. Effect of DIMBOA，a hydroxamic acid from cereals，on peroxisomal and mitochondrial enzymes from aphids：evidence for the presence of peroxisomes in aphids. *J. Chem. Ecol.*，25（11）：2 465 – 2 475.

Frey M，Chomet P，Glawischnig E，Stettner C，Grün S，Winklmair A，Eisenreich W，Bacher A，Meeley RB，Briggs SP，Simcox K，Gierl A，

1997. Analysis of a chemical plant defense mechanism in grass. *Science*，277（5 326）：696 – 699.

Frey M，Stettner C，Paré PW，Schmelz EA，Tumlinson JH，Gierl A，2000. An herbivore elicitor activates the gene for indole emission in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*，97（26）：14 801 – 14 806.

Frey M，Huber K，Park W，Sicker D，Lindberg P，Meeley RB，Simmons CR，Yalpani N，Gierl A，2003. A 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase is integrated in DIMBOA-biosynthesis. *Phytochemistry*，62（3）：371 – 376.

Frey M，Spiteller D，Boland W，Gierl A，2004. Transcriptional activation of *Igl*，the gene for indole formation in *Zea mays*：a structure-activity study with elicitor-active *N*-acylglutamines from insects. *Phytochemistry*，65（8）：1 047 – 1 055.

Friebe A，Schulz M，Kück P，Schnabl H，1995. Phytotoxins from shoot extracts and root exudates of *Agropyron repens* seedlings. *Phytochemistry*，38（55）：1 157 – 1 159.

Friebe A，Roth U，Kück P，Schnabl H，Schulz M，1997. Effects of 2,4-dihydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones on the activity of plasma membrane $H^+$-ATPase. *Phytochemistry*，44（6）：979 – 983.

Fuentes-Contreras E，Niemeyer HM，1998. DIMBOA glucoside，a wheat chemical defense，affects host acceptance and suitability of *Sitobion avenae* to the cereal aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi*. *J. Chem. Ecol.*，24（2）：371 – 381.

Gianoli E，Niemeyer HM，1996. Environmental effects on the induction of wheat chemical defences by aphid infestation. *Oecologia*，107（44）：549 – 552.

Gianoli E，Niemeyer HM，1997a. Lack of costs of herbivory-induced defenses in a wild wheat：integration of physiological and ecological approaches. *OIKOS*，80（22）：269 – 275.

Gianoli E，Niemeyer HM，1997b. Characteristics of hydroxamic acid induction in wheat triggered by aphid infestation. *J. Chem. Ecol.*，23（12）：2 695 – 2 705.

Gianoli E，Niemeyer HM，1997c. Environmental effects on the accumulation of hydroxamic acids in wheat seedlings：the importance of plant growth rate. *J. Chem. Ecol.*，23（2）：543 – 551.

Gianoli E，Niemeyer HM，1998. DIBOA in wild Poaceae：Sources of resistance to the Russian wheat aphid（*Diuraphis noxia*）and the greenbug（*Schizaphis graminum*）. *Euphytica*，102（33）：317 – 321.

Gianoli E，Caillaud CM，Chaubet B，Pietro JPD，Niemeyer HM，1997. Variability in grain aphid（Homoptera：Aphididae）performance and aphid-induced phytochemical responses in wheat. *Physiol. Chem. Ecol.*，26（3）：638 – 641.

Givovich A，Niemeyer HM，1991. Hydroxamic acids affecting barley yellow dwarf virus transmission by aphid *Rhopalosiphum padi*. *Entomol. Exp. Appl.*，59（11）：79 – 85.

Givovich A，Niemeyer HM，1996. Role of hydroxamic acids in the resistance of wheat to the Russian wheat aphid，*Divraphis noxia*（Mordvilko）（Hom.，Aphididae）. *J. Appl. Entomol.*，120（9）：537 – 539.

González LF，Rojas MC，1999. Role of wall peroxidases in oat growth inhibition by DIMBOA. *Phytochemistry*，50（6）：931 – 937.

Gutierrez C，Castañera P，Torres V，1988. Wound-induced changes in DIMBOA（2,4 dihydroxy-7-methoxy-2H-1,4 benzoxazin-3（4H）-one）concentration in maize plants caused by *Sesamia nonagrioides*（Lepidoptera：Noctuidae）. *Ann. Appl. Biol.*，113（33）：447 – 454.

Hashimoto Y，Shudo K，1996. Chemistry of biologically active benzoxazinoids. *Phytochemistry*，43（3）：551 – 559.

Hofman J，Hofmanová O，1969. 1,4-Benzoxazine derivatives in plants：Sephadex fractionation and identification of a new glucoside. *Eur. J. Biochem.*，8（1）：109 – 112.

Huang CH，Yan FM，Wang XY，Xue K，Wang RJ，Xu CR，2006. Distribution and variation of cyclic hydroxamic acids in maize induced by the Asian corn borer，*Ostrinia furnacalis*. *Z. Naturforsch. C*，61（2/3）：257 – 263.

Klun JA，Tipton CL，Brindley TA，1967. 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one（DIMBOA），an active agent in the resistance of maize to the European corn borer. *J. Econ. Entomol.*，60（6）：1 529 – 1 533.

Klun JA，Guthrie WD，Hallauer AR，Russell WA，1970. Genetic nature of the concentration of 2,4-dihydroxy-7-methoxy 2H-1,4-benzoxazin-3（4H）-one and resistance to the European corn borer in a diallel set of eleven maize inbreds. *Crop Sci.*，10：87 – 90.

Konstantopoulou MA，Krokos FD，Mazomenos BE，2004. Chemical composition of corn leaf essential oils and their role in the oviposition behavior of *Sesamia nonagrioides* females. *J. Chem. Ecol.*，30（11）：2 243 – 2 256.

Liu XH，Li JQ，Zhou LG，Liu XL，Zhang WH，2004. Inhibition effect of DIMBOA on *Fusarium graminearum* and *Bipolaris maydis*. *Mycosystema*，23（1）：109 – 114. **[刘小红，李健强，周立刚，刘西莉，张文华，2004. 丁布对小麦赤霉病菌和玉米小斑病菌的抑制作用. 菌物学报，23（1）：109 – 114]**

Loayza-muro R，Figueroa CC，Niemeyer HM，2000. Effect of two wheat cultivars differing in hydroxamic acid concentration on detoxification metabolism in the aphid *Sitobion avenae*. *J. Chem. Ecol.*，26（12）：2 725 – 2 736.

Massardo F，Zúñiga GE，Pérez LM，Corcuera LJ，1994. Effects of hydroxamic acids on electron transport and their cellular location in corn. *Phytochemistry*，35（4）：873 – 876.

Morse S，Wratten SD，Edwards PJ，Niemeyer HM，1991. Changes in the hydroxamic acid content of maize leaves with time and after artificial damage：implications for insect attack. *Ann. Appl. Biol.*，119（2）：239 – 249.

Mukanganyama S，Figueroa CC，Hasler JA，Niemeyer HM，2003. Effects of DIMBOA on detoxification enzymes of the aphid *Rhopalosiphum padi*（Homoptera：Aphididae）. *J. Insect Physiol.*，49（3）：223 – 229.

Nicol D，Wratten SD，1997. The effect of hydroxamic acid concentration at late growth stages of wheat on the performance of the aphid *Sitobion avenae*. *Ann. Appl. Biol.*，130（2）：387 – 396.

Niemeyer HM，1988. Hydroxamic acids（4-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones），defence chemicals in the Gramineae. *Phytochemistry*，27（11）：3 349 – 3 358.

Niemeyer HM，Jerez JM，1997. Chromosomal location of genes for hydroxamic acid accumulation in *Triticum aestivum* L.（wheat）aneuploids and wheat substitution lines. *Heredity*，79（1）：10 – 14.

Niemeyer HM，Pesel E，Copaja SV，Bravo HR，Franke S，Franke W，

1989. Changes in hydroxamic acid levels of wheat plants induced by aphid feeding. *Phytochemistry*，28(22)：447－449.

Oikawa A，Ishihara A，Hasegawa M，Kodama O，Iwamura H，2001. Induced accumulation of 2-hydroxy-4，7-dimethoxy-1，4-benzoxazin-3-one glucoside (HDMBOA-Glc) in maize leaves. *Phytochemistry*，56(7)：669－675.

Oikawa A，Ishihara A，Iwamura H，2002. Induction of HMBOA-Glc accumulation and DIMBOA-Glc 4-O-methyltransferase by jasmonic acid in poaceous plants. *Phytochemistry*，61(3)：331－337.

Ortego F，Ruíz M，Castañera P，1998. Effect of DIMBOA on growth and digestive physiology of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera：Noctuidae) larvae. *J. Insect Physiol.*，44(2)：95－101.

Pethö M，2002. Physiological role of the cyclic hydroxamic acids. *Acta Biologica Szegediensis*，46(3－4)：175－176.

Pratt K，Kumar P，Chilton WS，1995. Cyclic hydroxamic acids in dicotyledonous plants. *Biochem. Sys. Ecol.*，23(7/8)：781－785.

Rustamani MA，Kanehisa K，Tsumuki H，Shiraga T，1996. The relationship between DIMBOA concentration in corn lines and resistance to aphids. *Bull. Res. Inst. Bioresour. Okayama Univ.*，4：33－42.

Sahi AV，Anderson CE，Chilton WS，1995. The corn wound metabolite DIMBOA causes cell death in tobacco and corn. *Plant Sci.*，108(1)：31－40.

Tiption CL，Klun JA，Husted RR，Pierson MD，1967. Cyclic hydroxamic acids and related compounds from maize：isolation and characterization. *Biochemistry*，6(9)：2 866－2 870.

Weibull J，Niemeyer HM，1995. Changes in dihydroxymethoxybenzoxazinone glycoside content in wheat plants infected by three plant pathogenic fungi. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*，47(3)：201－212.

Wilkes MA，Marshall DR，Copeland L，1999. Hydroxamic acids in cereal roots inhibit the growth of take-all. *Soil Biol. Biochem.*，31(13)：1 831－1 836.

Wittstock U，Gershenzon J，2002. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. *Curr. Opin. Plant Biol.*，5(4)：300－307.

Woodward MD，Corcuera LJ，Helgeson JP，Kelman A，Upper CD，1978a. Factors that influence the activity of 2，4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1，4-benzoxazin-3(4H)-one on *Erwinia* species in growth assays. *Plant Physiol.*，61(5)：803－805.

Woodward MD，Corcuera LJ，Helegeson JP，Upper CD，1978b. Decomposition of 2，4-dihy-droxy-7-methoxy-1，4-benzoxazin-3-one in aqueous solutions. *Plant Physiol.*，61(5)：769－802.

Woodward MD，Corcuera LJ，Schnoes HK，Helgeson JP，Upper CD，1979. Identification of 1，4-benzoxazin-3-ones in maize extracts by gas-liquid chromatography and mass spectrometry. *Plant Physiol.*，63(1)：9－13.

Wu H，Haig T，Pratley J，Lemerle D，An M，2000. Distribution and exudation of allelochemicals in wheat *Triticum aestivum*. *J. Chem. Ecol.*，26(9)：2 141－2 154.

Wu H，Haig T，Pratley J，Lemerle D，An M，2001. Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.)：production and exudation of 2，4-dihudroxy-7-methoxy-1，4-benzoxazin-3-one. *J. Chem. Ecol.*，27(8)：1 691－1 700.

Wu H，Haig T，Pratley J，Lemerle D，An M，2002. Biochemical basis for wheat seedling allelopathy on the suppression of annual ryegrass (*Lolium rigidum*). *J. Agric. Food Chem.*，50(16)：4 567－4 571.

Xu GF，Zheng YQ，Dong FS，Xu SC，Yao JR，2006. Changes of DIMBOA contents in resistant and susceptible wheat near-isolines infected by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Chin. J. Appl. Ecol.*，17(9)：1 641－1 644. [**徐国锋，郑永权，董丰收，徐世昌，姚建仁**，2006. **小麦抗条锈病近等基因系感染条锈病后丁布含量变化. 应用生态学报**，17(9)：1 641－1 644]

Yan F，Xu C，Li S，Lin C，Li J，1995. Effects of DIMBOA on several enzymatic systems in Asian corn borer，*Ostrinia furnacalis*. *J. Chem. Ecol.*，21(12)：2 047－2 056.

Yan F，Liang X，Zhu X，1999. The role of DIMBOA on the feeding of Asian corn borer，*Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lep.，Pyralidae). *J. Appl. Entomol.*，123(1)：49－53.

Yan FM，Xu CR，Li SG，Lin CS，1995. Effects of DIMBOA on the midgut of Asian corn borer，*Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Acta Entomol. Sin.*，38(3)：380－382. [**阎凤鸣，许崇任，李松岗，林昌善**，1995. **丁布对亚洲玉米螟幼虫中肠组织的影响效果. 昆虫学报**，38(3)：380－382]

Yang DM，Luo LE，Yan FM，Cheng HW，Zhou PA，1997. Effects of DIMBOA on impulse of mazillary lateral sensillum styloconicum of armyworm larvae. *Chinese Sci. Bull.*，42(1)：81－83. [**阳冬梅，罗林儿，阎凤鸣，程会文，周培爱**，1997. **丁布对粘虫幼虫侧栓锥感器冲动发放的影响. 科学通报**，42(1)：81－83]

**(责任编辑：黄玲巧)**